

DECOUVERTE DE PISTES DE DINOSAURES SAUTEURS
DANS LES CALCAIRES LITHOGRAPHIQUES DE CERIN
(KIMMERIDGIEN SUPERIEUR, AIN, FRANCE)
IMPLICATIONS PALEOECOLOGIQUES

par

PAUL BERNIER *, GEORGES BARALE **, JEAN-PAUL BOURSEAU *, ERIC BUFFETAUT ***,
GEORGES DEMATHIEU ****, CHRISTIAN GAILLARD *, JEAN-CLAUDE GALL ***** & SYLVIE WENZ *****

RÉSUMÉ

La formation des Calcaires lithographiques de Cerin (Kimmeridgien supérieur) célèbre par la quantité et la qualité des fossiles qu'elle renferme, fait l'objet, depuis 1975, d'une exploitation systématique dans un but paléocéologique. Ces fouilles ont permis la mise en évidence de pistes de vertébrés de plusieurs types. Certaines d'entre elles, attribuées à un dinosaure bipède de grande taille (théropode ?), démontrent un déplacement par bonds. Ce mode de locomotion était jusqu'alors inconnu au Mésozoïque pour de tels animaux. Les traces, nombreuses et bien caractérisées, justifient la création d'un ichnogenre et d'une ichnoespèce : *Saltosauropus latus*. Outre cet intérêt purement palichnologique, la découverte de ces traces a des répercussions d'ordre paléocéologique. Elles confirment tout d'abord que la vasière de Cerin était soumise à des émergences très fréquentes. D'autre part, leurs auteurs, de grande taille et supposés carnivores, impliquent une chaîne alimentaire complexe et une vie terrestre d'une importance jusque là insoupçonnée. Ces traces, observées dans de nombreux niveaux des Calcaires lithographiques, prouvent donc l'existence et la permanence de vastes terres émergées proches du site de Cerin.

ABSTRACT

The Cerin lithographic limestones (Late Kimmeridgian) are famous for the numerous fossils of good preservation they contain. Since 1975, we have studied them with a paleoecological approach. This work permitted us to observe vertebrates tracks of several types. Some of them are attributed to a biped dinosaur of big size (theropod ?), showing a jumping gait. This type of locomotion was unknown for such animals during the Mesozoic. Therefore, a new ichnogenus and a new ichnospecies have been proposed to describe these numerous and well characterized tracks, named *Saltosauropus latus*. Besides the purely palichnological interest, the discovery of such trace fossils has some paleoecological implications. First, they confirm that the Cerin muddy area was frequently emerged. Secondly, the animals were large and probably carnivorous. This implies a food chain more complex than was previously suspected for terrestrial life. Observed in many banks of the quarry, these tracks prove the existence and the permanence of vast emerged lands close to the Cerin site.

MOTS-CLES : TRACES DE LOCOMOTION, DEPLACEMENT PAR BONDS, DINOSAURIENS, SAURISCHIA, THEROPODA, TAXONS NOUVEAUX, PALEOENVIRONNEMENT, KIMMERIDGIEN SUPERIEUR, (JURA, FRANCE).

KEY-WORDS : LOCOMOTION TRACKS, JUMPING GAIT, DINOSAURS, SAURISCHIA, THEROPODA, NEW TAXA, PALEOENVIRONMENT, UPPER KIMMERIDGIAN, (JURA MOUNTAINS, FRANCE).

* Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléocéologie de l'Université Claude Bernard - LYON 1, associé au CNRS (I.A 11) - 27-43 Bd du 11 Novembre - 69622 VILLEURBANNE France.

** Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléocéologie de l'Université Claude Bernard - LYON 1, associé au CNRS (LA11) - Laboratoire de Paléobotanique, 27-43 Bd du 11 Novembre - 69622 VILLEURBANNE France.

*** Université Pierre et Marie Curie PARIS VI, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, - Place Jussieu 75270 PARIS, France.

**** Université de Dijon, Institut des Sciences de la Terre, associé au CNRS (LA 157), Boulevard Gabriel, 21100 DIJON, France.

***** Université Louis Pasteur, Institut de Géologie, 1, rue Blessig, 6708 STRASBOURG, France.

***** Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75008 PARIS.

INTRODUCTION

La formation des Calcaires lithographiques de Cerin, classiquement attribuée au Kimméridgien supérieur, affleure dans la partie méridionale de la chaîne du Jura, au Sud du département de l'Ain (S E France). Exploitée au siècle dernier pour la lithographie et la construction, elle a livré un grand nombre de fossiles admirablement conservés (vertébrés marins et terrestres, invertébrés, végétaux...) comme en témoignent de nombreuses monographies (cf. P. Bernier & alii 1982, p. 448). Depuis 1975, la carrière abandonnée de Cerin fait l'objet de fouilles dans le but de reconstituer la paléoécologie de cette formation. L'exploitation du gisement se fait banc par banc et simultanément sur deux niveaux (fig. 1) :

— dans les Calcaires lithographiques s.s. sur une surface d'environ 75 m² ;

— dans les laminites de base (Laminites bitumineuses à silex) sur une surface d'environ 100 m². (fig. 1)

La découverte d'une trace de locomotion de tortue et de figures sédimentaires associées (P. Bernier & alii, 1982), en apportant pour la première fois la preuve d'émersion, a permis de proposer une vision nouvelle du paléoenvironnement. Plusieurs campagnes de fouille (principalement celles de 1981 et 1982) ont mis à jour des pistes de gros vertébrés présentant un mode de locomotion inconnu avant le Cénozoïque. Rencontrées dans de nombreux bancs des deux niveaux exploités, elles apportent par ailleurs quelques éléments nouveaux pour la compréhension de l'environnement du gisement.

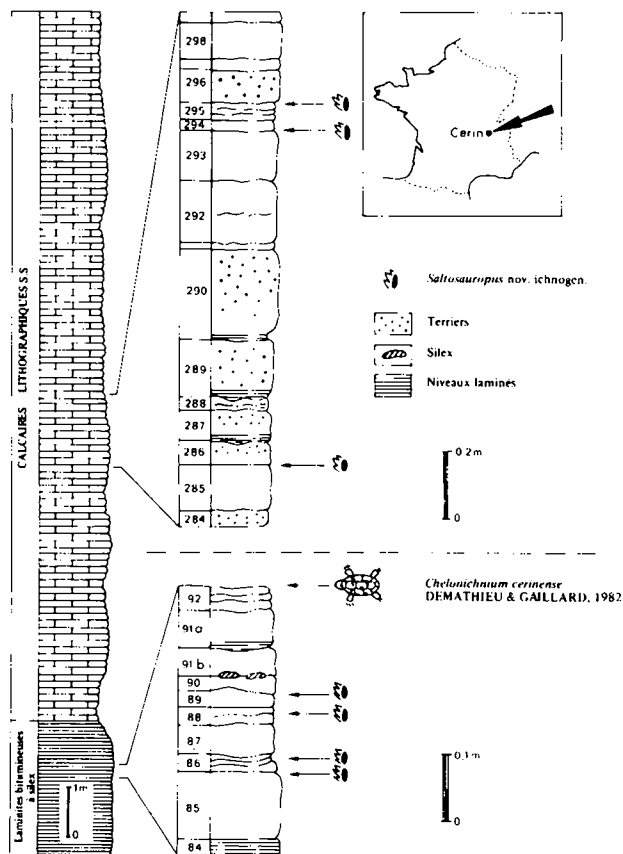


Fig. 1 — Localisation des principaux niveaux à *Saltosauropus* dans les Calcaires de Cerin.

Location of the bearing *Saltosauropus* beds (lithographic limestones of Cerin).

ETUDE DESCRIPTIVE DES TRACES (G. DEMATHIEU et C. GAILLARD)

SALTOSAUROPOUS nov. ichnogen.

ESPECE-TYPE : *Saltosauropus latus*.

DERIVATIO NOMINIS :

Du mode de locomotion de l'animal auteur de la trace.

DIAGNOSE :

Piste tridactyle de reptile bipède se déplaçant par bonds. La ligne joignant deux pieds en phase est à peu près perpendiculaire à la direction du déplacement. Le rapport de la longueur du saut à la largeur totale de la piste est supérieur à 1.

SALTOSAUIROPUS LATUS nov. ichnosp.

HOLOTYPE :

Empreinte G2 de la piste A (banc 295 A). Échantillon déposé dans les Collections du Département des Sciences de la Terre - Université Claude Bernard, n° 400 002 (fig. 2 A). Pour des raisons de qualité d'illustration, il a été jugé préférable de figurer le moulage plutôt que la pièce originale (pl. 1, fig. 3).

HYPODIGME :

L'ensemble des empreintes des bancs 295 A, 285 ainsi que les pistes A du banc 89, A, B, C, D et E du banc 85. Une partie de ces empreintes est conservée soit sous forme de pièces originales soit sous forme de moulages.

DERIVATIO NOMINIS :

Du grand écartement existant entre les empreintes, en phase, des deux pieds.

GISEMENT-TYPE :

Commune de Cerin-Marchamp (Ain).
Chantier de fouille paléocologique - Ancienne carrière de Cerin. Gisement n° 5 090 01 223 01.
Belley 1/25.000, n° 5/6, IGN XXXII-31. X = 850,200 km Y = 91,600 km.

NIVEAU-TYPE :

Calcaires lithographiques s.s., banc n° 295 A, Kimméridgien supérieur (fig. 1).

DIAGNOSE :

Orteils II et III larges, associés à leur base, III légèrement plus grand que le II, IV fin, non toujours imprimé et séparé des deux autres. Axe du pied tourné vers l'intérieur de la piste faisant avec l'axe de celle-ci un angle de 10 à 60°. Longueur du pied inférieure à la largeur. Limite proximale des orteils presque rectiligne. Rapport de l'enjambée à la largeur intérieure de la voie compris entre 1 et 2.

DESCRIPTION :

Les pistes sont de facture tout à fait nouvelle en paléontologie des Vertébrés (fig. 3 et 4). Deux empreintes dans la même phase de locomotion sont distantes de 5 à 9 fois la largeur moyenne de l'autopode (tabl. 4) et deux couples en phase (enjambée) de 4 à 18 fois la longueur moyenne des autopodes. Les pieds sont varus ce qui ajoute à l'originalité de ces traces et complique leur interprétation.

Les empreintes présentent deux aspects suivant les pistes : des traces plus courtes que larges ne laissant voir le plus souvent que les extrémités de deux doigts (type

court - fig. 2B ou bien plus longues avec des parties digitales plus développées en longueur (type long - fig. 2A). Toutes sont suivies d'un bourrelet important dont l'axe forme, avec l'orteil présumé III, un angle dirigé vers l'intérieur de la piste qui varie de 30 à 80°. Les orteils II et III laissent des reliefs plus profonds que le IV. La distance des extrémités des orteils II-III est un caractère stable et homogène que les empreintes soient de type court ou de type long (tabl. 1). Les griffes sont massives et assez longues pour les deuxième et troisième orteils, plus fines et plus courtes pour le quatrième. Les coussinets ne sont pas nettement visibles sur les empreintes de type long. Pour certaines de ces dernières, les empreintes des orteils sont parfois anormalement allongées. Les reliefs ne sont jamais très profonds. Ils ne dépassent pratiquement pas 4 cm, ce qui est peu pour des autopodes de surface restreinte : 125 cm² pour le type long, 40 cm² pour le type court.

Pour l'étude statistique complète des empreintes, (Demathieu, 1970), notamment celle de la longueur des rayons, seules les traces de type long les mieux conservées ont été considérées. Pour 3 caractères seulement (largeur de l'empreinte, distance des extrémités des orteils II-III et obliquité) une deuxième statistique a été établie, faisant intervenir la totalité des mesures faites sur les empreintes les plus nettes qu'elles soient de type long ou de type court (tabl. 1, 2, 3). Les variabilités de l'ordre de 10 à 15 % peuvent être considérées comme normales pour des empreintes d'animaux de tailles différentes. Celle de l'obliquité (inclinaison de l'axe du

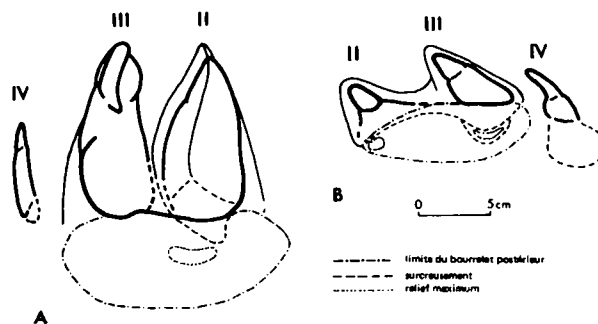


Fig. 2 — A - Empreinte de type long d'un pied gauche (Holotype - AG2 - 295 A).
B - Empreinte de type court d'un pied droit (YD4 - 295 A).
A - Left footprint (long pattern) ; (Holotype AG2-295A).
B - Right footprint (short pattern) ; (YD4-295A).

| PISTES | PIEDS | AUTOPODES | | | | | | |
|----------|-------|------------|-------------|------------|------------------|-----------------|-----------------------|--------------------|
| | | II (mm) | III (mm) | IV (mm) | Longueur (mm) | largeur (mm) | Obliquité (degrés) | d (II-III) (mm) |
| Banc 295 | A | D 1 | | | | | | 66 |
| | | D 2 | | | | | | 67 |
| | | G 2 | 115 | 115 | 65 | 115 | 160 | 80 |
| | | D 3 | 155 | 165 | | 165 | 180 | 65 |
| | B | D 3 | 130 | 150 | | 150 | 170 | 50 |
| | | G 3 | 100 | 125 | 95 | 130 | 170 | 60 |
| | T | D 1 | | | | 190 | | |
| | | G 1 | | | | 180 | | |
| | | D 2 | | | | 210 | | |
| | | G 2 | | | | 210 | | |
| | Y' | G 1 | | | 60 | 180 | 30 | 65 |
| Banc 285 | X | A 12 | 35 | 55 | 40 | 60 | 170 | 50 |
| | | A 6 | 45 | 55 | | 70 | 210 | 55 |
| | | AG 3 | 60 | 67 | 65 | 87 | 150 | 65 |
| | B | B 10 | 108 | 125 | | 130 | 135 | 50 |
| | | B 11 | | | | 180 | 60 | 64 |
| | | B 13 | 97 | 103 | 96 | 115 | 145 | 48 |
| | C | C 9 | 123 | 135 | | 139 | 151 | 55 |
| | | C 12 | | | | 230 | 30 | |
| | | C 10 | 115 | 120 | 90 | 130 | 170 | 45 |
| | E | BD 1 | 47 | 51 | 53 | 65 | 150 | 50 |
| | | DG 1 | 126 | 147 | 119 | 170 | 180 | 68 |
| | | | | | | | | 70 |
| Banc 89 | | AD 1 | | | | 170 | | |
| Banc 85 | | AG 1 | | | | 150 | | 65 |
| | | AG 2 | | | | 130 | | 70 |
| | | BD 1 | | | | 155 | | 60 |
| | | BG 1 | | | | 160 | | |
| | | BD 2 | | | | 170 | | |
| | | BD 3 | | | | 160 | | |
| | | BD 4 | | | | 150 | | |
| | | CD 5 | | | | 100 | | 65 |
| | | DD 2 | | | | 145 | | 55 |
| | | ED 1 | | | | 95 | | 55 |
| | | ED 2 | | | | 110 | | 65 |

Tableau n° 1 : *Saltosauropus latus*
Données numériques

Table n°1 : *Saltosauropus latus*
Numerical data

| CARACTERES | EFFECTIF | MOYENNE (mm ou °) | ECART-TYPE (mm ou °) | VARIABILITE (%) | INTERVALLE DE CONFIANCE POUR LA MOYENNE AU SEUIL 5 % (mm ou °) | | TEST DE CRAMER | | |
|-----------------|----------|----------------------|-------------------------|--------------------|--|--------|----------------|-------------------|--|
| | | | | | | | ASYMETRIE | VARIABLE- TEST | PROBABILITE DE DEPASSER LA VARIABLE (%) |
| Orteil II | 9 | 119 mm | 17,60 mm | 15 | 105 mm | 133 mm | 0,915 | 1,28 | 20 |
| Orteil III | 9 | 132 mm | 19,42 mm | 15 | 116 mm | 147 mm | 0,361 | 0,50 | 62 |
| Orteil IV | 5 | 93 mm | 19,24 mm | 21 | 69 mm | 117 mm | -0,255 | 0,32 | 75 |
| Longueur L | 9 | 138 mm | 19,83 mm | 14 | 122 mm | 154 mm | 0,540 | 0,75 | 45 |
| Largeur l | 9 | 162 mm | 15,74 mm | 10 | 150 mm | 175 mm | 0,607 | 0,85 | 40 |
| Largeur (t) | 32 | 163 mm | 30,27 mm | 19 | 152 mm | 174 mm | -0,168 | 0,41 | 68 |
| d (II, III) | 8 | 64 mm | 5,20 mm | 8 | 59 mm | 68 mm | -0,248 | 0,33 | 74 |
| d (II, III) (t) | 22 | 62 mm | 4,61 mm | 7 | 60 mm | 65 mm | -0,161 | 0,33 | 74 |
| Obliquité q | 9 | 58° | 11,41° | 20 | 49° | 67° | 0,874 | 1,22 | 22 |
| Obliquité q (t) | 15 | 54° | 13,19° | 24 | 47° | 62° | 0,274 | 0,47 | 64 |

Tableau n° 2 : *Saltosauropus latus*
Paramètres statistiques de certains caractères mesurés.

Table n° 2 : *Saltosauropus latus*
Statistical parameters of several measured characters.

| CARACTERES | EFFECTIF | MOYENNE | ECART-TYPE | VARIABILITE (%) | INTERVALLE DE CONFIANCE POUR LA MOYENNE AU SEUIL 5 % | | CORRELATIONS | |
|-------------------|----------|---------|------------|-----------------|--|------|--------------|-------------------------|
| | | | | | | | COEFFICIENT | COEF. THEORIQUE MINIMUM |
| III/II | 9 | 1,111 | 0,077 | 7 | 1,05 | 1,18 | 0,901 | 0,666 |
| III/II (t) | 13 | 1,153 | 0,144 | 13 | 1,16 | 1,25 | 0,980 | 0,553 |
| I/I | 9 | 0,852 | 0,091 | 11 | 0,78 | 0,93 | 0,669 | 0,666 |
| I/d (II, III) | 8 | 2,569 | 0,317 | 12 | 2,30 | 2,84 | 0,143 | 0,707 |
| I/d (II, III) (t) | 21 | 2,473 | 0,481 | 19 | 2,25 | 2,70 | 0,091 | 0,433 |
| L/III | 9 | 1,052 | 0,055 | 5 | 1,00 | 1,10 | 0,927 | 0,666 |
| L/II | 9 | 1,169 | 0,108 | 9 | 1,08 | 1,26 | 0,788 | 0,666 |
| I/III | 9 | 1,247 | 0,145 | 12 | 1,13 | 1,36 | 0,630 | 0,666 |
| I/II | 9 | 1,382 | 0,166 | 12 | 1,25 | 1,51 | 0,592 | 0,666 |

Tableau n° 3 : *Saltosauropus latus*
Paramètres statistiques des rapports de certains caractères mesurés et corrélations.

Table n° 3 : *Saltosauropus latus*
Statistical parameters of some measured characters ratios and correlation coefficient.

| BANC | PISTE | ENJAMBEE (mm) | LARGEUR DE LA VOIE (INTERIEURE) (mm) | LARGEUR DU PIED (mm) |
|------|-------|---------------|--------------------------------------|----------------------|
| 295 | A | 1685 | 1095 | 163 |
| 295 | B | - | 875 | 163 |
| 295 | T | 2015 | 1004 | 198 |
| 295 | Y | 2415 | 1020 | 180 |
| 89 | A | 1915 | 740 | 170 |
| 85 | A | 1390 | 805 | 140 |
| 85 | B | 1347 | 788 | 159 |
| 85 | C | 893 | 625 | 100 |
| 85 | D | 715 | - | 145 |
| 85 | E | 590 | 580 | 103 |

A - Moyenne des paramètres mesurés sur chaque piste.

A - Mean of some characters measured on each track.

| CARACTERES | COEFFICIENT OBSERVE | VALEUR MINIMUM SIGNIFICATIVE DU COEFFICIENT |
|---------------------------|---------------------|---|
| Enjambée/largeur voie | 0,796 | 0,707 |
| Enjambée/largeur pied | 0,851 | 0,666 |
| largeur voie/largeur pied | 0,806 | 0,666 |

B - Corrélation des moyennes des rapports de certains caractères mesurés sur les pistes

B - Mean correlations of some measured characters ratios on each track.

Tableau n° 4 : *Saltosauropus latus*

Table n° 4 : *Saltosauropus latus*

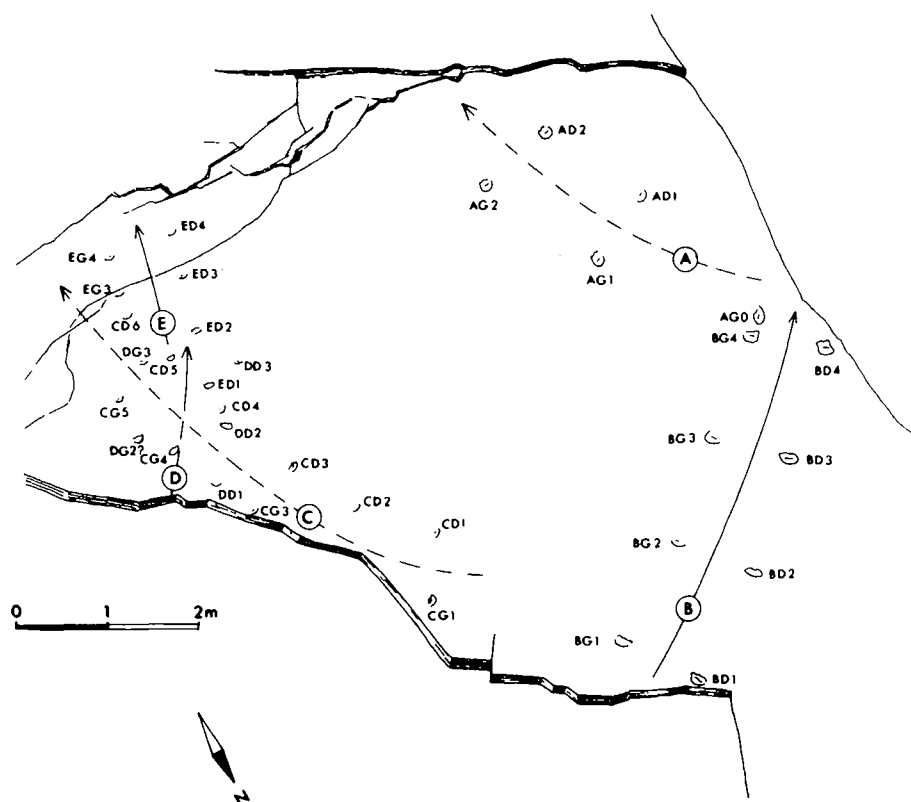


Fig. 3 — Répartition de *Saltosaurus latus* sur la surface supérieure du banc 85. Remarquer la présence de 5 pistes dont 2 (A et B) sont vraisemblablement dues à des adultes et 3 (C, D et E) à des jeunes. Noter aussi qu'il existe très nettement 2 directions de pistes faisant intervenir chaque fois 1 adulte et 1 ou 2 jeunes se déplaçant dans le même sens. Il pourrait très bien s'agir de 2 passages d'un animal adulte accompagné de ses petits (A + C, B + D + E).

Distribution of *Saltosaurus latus* on the upper side of bed 85. Five locomotion trackways can be observed. Two (A and B) must be probably locomotion tracks of grown-up and three (C, D and E) of young animals. Two travelling directions are obvious : at every time, an adult and one or two little ones are moving in the same direction (A + C, B + D + E).

III sur l'axe du bourrelet) est forte : 24 % pour l'échantillon global, traduisant une irrégularité dans la pose du pied indépendante de la longueur des enjambées (= longueur du saut) et des largeurs des autopodes. Le caractère le plus stable est la distance des extrémités II-III puisque sa variabilité est de l'ordre de 7 % pour l'échantillon total, ce qui permet de penser que l'autopode se posait d'abord sur les extrémités de ses rayons. L'étude des rapports montre une baisse de la variabilité en général et surtout en ce qui concerne l'échantillon de base (8 ou 9 individus). Les corrélations sont

bonnes pour les rapports des mesures de longueur et longueur/largeur. Toutes celles qui font intervenir la largeur seule sont mauvaises. Elles montrent qu'il n'existe pas de relation fonctionnelle entre la largeur et les autres caractères. Les pistes offrent des mesures variables qui correspondent à des différences de taille de leurs auteurs (tabl. 4) comme le montrent les corrélations entre l'enjambée et la largeur du pied (coef. 0,89) d'une part et, d'autre part, la largeur intérieure de la piste et la largeur du pied (coef. 0.81).

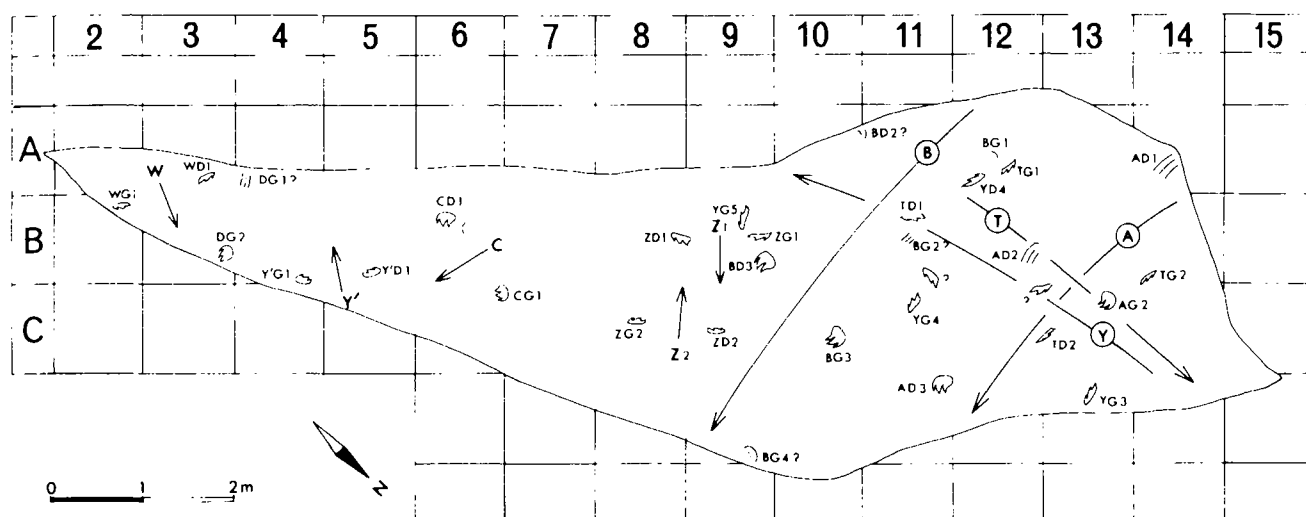


Fig. 4 — Répartition de *Saltosauropus latus* sur la surface supérieure du banc 295 A.
Distribution of *Saltosauropus latus* on the upper side of bed 295A.

ETUDE INTERPRETATIVE DES TRACES

1) MODE DE LOCOMOTION : On peut écarter assez facilement l'hypothèse d'un animal quadrupède. En effet, qu'il marche le pas alterné ou l'amble, l'existence d'un seul type d'empreinte par piste suppose l'homopodie. Or on ne connaît, au Jurassique supérieur, aucun animal quadrupède homopode d'une aussi grande taille et capable de laisser de telles traces. De plus, produites par un tel animal, ces traces supposeraient une démarche particulièrement étonnante pour un quadrupède. Le cas particulier du quadrupède marchant le pas alterné en mettant les pieds dans les empreintes des mains peut également être écarté car il n'a jamais été observé la moindre superposition d'empreintes pour une même piste. En fait, toutes les observations développées ci-dessus montrent à l'évidence que ces traces sont le fait d'un animal bipède se déplaçant par bonds successifs sur un sol suffisamment humide pour avoir une certaine plasticité. L'éventualité d'un déplacement en eau peu profonde paraît fort improbable. Divers critères tant sédimentologiques que paléontologiques montrent par ailleurs que l'émersion, récemment prouvée (Bernier & alii, 1982) est un phénomène fréquent dans un tel milieu. Le bourrelet qui caractérise l'arrière des empreintes doit être interprété comme une figure de compression attestant la réaction mécanique du sédiment

à la poussée fournie par l'autopode au moment où l'animal prend son élan. L'appui du pied se faisait préférentiellement sur les orteils II et III comme l'attestent leurs empreintes plus profondément marquées. L'allongement anormal de celles-ci témoigne du dérapage de l'autopode sur le sol glissant.

2) COMPARAISON AVEC D'AUTRES TRACES : Il n'a pas été décrit, à notre connaissance, de trace révélant un reptile bipède sauteur de grande taille au Mésozoïque.

L'ichnite ARSB 95 de la formation Botucatu, Etat de Sao Paulo, Brésil (Trias sup. ou Jurassique inf.) décrite par G. Leonardi & L.C. Godoy (1980) présente des ressemblances avec *S. latus* : la tridactylie, les rayons courts et épais, la ligne de deux pieds en phases perpendiculaire à la direction du mouvement, pieds légèrement varus, petite divergence des doigts. Mais les différences sont très importantes : l'enjambée est de 12 cm, la largeur intérieure de la voie 2,5 cm environ, le rapport enjambée/largeur de la voie 4,8 et, de plus, les mains sont présentes parfois à l'avant de la ligne des pieds.

Ces caractères distinctifs excluent toute identité entre les deux traces

L'ichnite *Sauropus baratii* Hitchcock, 1837 présente bien des pieds « joints » mais il s'agit là de traces de repos et non de saut. Enfin, *Sarmientichnus scaglieri* Casamiquela, 1964 est une trace dont la forme allongée est assez voisine du type court de *Saltosauropus latus*. Mais le grand axe de l'empreinte est ici parallèle à celui de la piste alors qu'il est perpendiculaire pour *Saltosauropus latus*.

3) ESSAI D'INTERPRETATION PALEONTOLOGIQUE : Parmi les vertébrés connus au Jurassique supérieur, les amphibiens et les mammifères sont trop petits pour avoir produit de telles traces. L'hypothèse d'un grand reptile paraît la seule vraisemblable. Les Crocodiliens peuvent être écartés car on ne connaît chez eux aucune forme de grande taille susceptible de s'être déplacée par bonds. En revanche, on peut envisager ce mode de locomotion chez les dinosaures bipèdes. Ces derniers se rencontrent dans deux groupes différents : les Ornithopodes (*Ornithischia*) et les Théropodes (*Saurischia*). Les Ornithopodes atteignant la taille de l'auteur de *Saltosauropus latus* étaient des animaux robustes, sans doute partiellement quadrupèdes, que l'on imagine mal se déplaçant par bonds. En outre, leurs phalanges unguéales généralement aplaties ressemblaient à un sabot, ce qui n'évoque guère les griffes indiquées sur les empreintes de Cerin. Par contre, les Théropodes, formes strictement bipèdes, possédaient des pieds armés de griffes. Dans ce groupe, la locomotion par bonds ferait plutôt penser aux Coelurosauriens, formes particulièrement légères qui devaient être plus agiles que les Carnosauriens plus massifs. La grande taille de l'animal de Cerin laisse toutefois subsister un doute et il est difficile de choisir entre un grand Coelurosaurien et un Carnosaurien gracile. La faiblesse relative de l'empreinte du quatrième orteil peut surprendre chez un

Théropode mais elle pourrait être due à la position varus du pied. Cette dernière ne permettrait pas à cet orteil de s'enfoncer autant que les autres. Quoiqu'il en soit, le mode de locomotion indiqué par *Saltosauropus latus* est inattendu chez un dinosaure, bien que des reconstitutions de Théropodes sauteurs aient été proposées dès le siècle dernier. Il est certain que les traces découvertes à Cerin constituent pour la première fois, par leur fréquence et leur abondance, la preuve que le mode de locomotion par saut pouvait être normal chez certains dinosauriens.

En s'inspirant des proportions du squelette des animaux bipèdes sauteurs actuels tels les kangourous et les gerboises (Vialleton, 1924) on peut estimer ainsi les dimensions du dinosaure auteur de *Saltosauropus latus* : d'après la longueur des orteils observables sur les empreintes où ils sont le plus marqués (tabl. 1), la longueur du pied peut être évaluée à 0,50-0,60 m et celle du membre postérieur à 1,50-1,80 m ; le tronc devait être de l'ordre de 0,8 à 1,3 m et la longueur totale de 3 à 4,5 m.

Toutefois, les pattes très écartées (0,70 à 1,40 m) et les pieds varus différencient beaucoup la locomotion de cet animal de celle des vertébrés sauteurs actuels qui bondissent pieds joints, parallèlement à l'axe de la piste. Cette posture, si notre interprétation est correcte, reste pour le moins étrange et peu efficace. Il est vrai que les bonds ne sont jamais très longs. Ils avoisinent la longueur estimée du membre postérieur (2 mètres environ) ; ceci ne semble pas être une performance remarquable. Selon les lois de la dynamique (P. Appel & S. Dautherville, 1934) on peut estimer la vitesse probable du dinosaure sauteur au moment du bond à 16-19 km/h et la hauteur du saut (élévation du barycentre) à 0,30-0,60 m.

IMPLICATIONS PALEOECOLOGIQUES

Saltosauropus latus, par sa fréquence assez élevée dans la formation et son abondance sur certains bancs, prouve que l'animal correspondant était commun dans le paléoenvironnement de Cerin. Cette trace démontre l'existence d'animaux de taille notablement supérieure à celle que le seul examen des squelettes connus dans le gisement laissait prévoir. Ces grands reptiles impliquent, dans la chaîne alimentaire, des maillons jusque là insoupçonnés. Il faut donc bien admettre que la terre qu'ils peuplaient, pour produire la biomasse nécessaire à leur subsistance, était de grande étendue.

Les observations sédimentologiques et paléoécologiques accumulées depuis plusieurs années permettent

ainsi de cerner quelques caractères de l'écosystème de Cerin. Incluse dans un vaste complexe insulaire d'origine corallienne et de nature construite puis sableuse, la vasière de Cerin était protégée de la haute mer. Souvent recouverte d'une faible tranche d'eau, elle était soumise à des émergences répétées et de courtes durées. Une végétation à tendance xérophytique dominée par les Bennettiales (G. Barale, 1981) croissait sur les terres voisines émergées en permanence et dont le substrat renfermait une nappe phréatique d'eau douce (P. Bernier, 1983).

Bien qu'inféodés à la terre ferme, les grands reptiles s'aventuraient épisodiquement sur les étendues vaseuses

exondées. Il est possible qu'ils recherchaient leurs proies dans les flaques résiduelles où se trouvaient piégés bon nombre d'animaux marins (crustacés, poissons). Le

parallélisme de certaines pistes dues à des jeunes et à des adultes, suggère un déplacement des reptiles en groupes.

CONCLUSION

La découverte à Cerin d'empreintes tridactyles organisées en pistes d'une facture nouvelle démontre un mode de locomotion inédit, par bonds successifs. L'analyse des empreintes suggère que leur auteur était

un dinosaure (théropode ?). Ce reptile est le plus grand animal connu jusqu'à présent à Cerin. Sa taille et sa fréquence dans le gisement implique la proximité de vastes terres émergées.

REFERENCES

- APPEL P. & DAUTHEVILLE (1934) - Précis de Mécanique rationnelle. *Gauthier-Villars édit.*, Paris, 650 p., 235 fig.
- BARALE G. (1981) - La paléoflore jurassique du Jura français : étude systématique ; aspects stratigraphiques et paléoécologiques. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, n° 81, p. 1-336, pl. 1-66 (thèse Sci. Univ. Lyon, n° 7806, 1978).
- BERNIER P. (1983) - Les formations carbonatées du Kimméridgien et du Portlandien du Jura méridional. Stratigraphie, micropaléontologie, sédimentologie. *Thèse Sci. Univ. Lyon*. 960 p. dactyl., 220 fig., 35 pl.
- BERNIER P., BARALE G., BOURSEAU J.P., BUFFETAUT E., DEMATHIEU G., GAILLARD C. & GALLI J.C. (1982) - Tracce nouvelle de locomotion de Chélonien et figures d'émersion associées dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). *Géobios*, Lyon, vol. 15, n° 4, p. 447-467, 5 fig., 1 tabl., 3 pl.
- CASAMIQUELLA R.M. (1964) - Estudios ichnológicos : problemas y metodos de la ichnologia con aplicacion al estudio de pisadas mesozoicas Reptilia, Mammalia de la Patagonia. Buenos Aires, 229 p.
- DEMATHIEU G. (1970) - Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure Nord-Est du Massif Central. *Cahiers de Paléontologie*, Paris, 211 p., 76 fig., 83 tabl., 8 pl.
- GRAY J. (1968) - Animal Locomotion. *Weidenfeld & Nicolson edit.*, London, 479 p., 251 fig., 8 pl.
- HILDEBRAND M. (1974) - Analysis of Vertebrate structure. *John Wiley & Sons edit.*, New-York, 710 p., 364 fig.
- HITCHCOCK E. (1837) - Fossil footsteps in sandstones and graywacke. *Amer. Journ. Sci.*, New Haven, vol. XXXII, p. 174-176.
- LEONARDI G. & GODOY L.C. (1980) - Novas pistas de tetrapodes da formação Botucatu no Estado de São Paulo. *Ann. XXXI Congres. brasil. Geol.*, Balneario de Camboriu, Santa Catarina, vol. 5, p. 3080-3089, 6 fig.
- VIALLETON L. (1924) - Membres et ceintures des vertébrés tétrapodes. Critique morphologique du transformisme. *Doin édit.*, Paris, 710 p., 270 fig.

PLANCHE 1

Fig. 1 — Moulage d'une empreinte de pied droit - type long - Banc 295 A - BD3 - x 0,2.

Cast of a right footprint - long pattern - Bank 295 A.

Fig. 2 — Moulage de l'empreinte correspondante de pied gauche - BG3 - x 0,2.

Noter, dans les deux cas, l'importance du bourrelet arrière.

Cast of the corresponding left footprint.

Note, in the two cases, the importance of the back relief.

Fig. 3 — Moulage de l'holotype - empreinte de pied gauche de type long - Banc 295 A - AG2 - x 0,3.

Cast of the holotype. Left footprint of long pattern.

Fig. 4 — Moulage d'une empreinte de pied droit traduisant un glissement plus important[†] (type long sans bourrelet arrière).

Banc 295 A - AD2 - x 0,2.

Cast of right footprint showing a more important sliding (long pattern without back relief) - Bank 295 A - AD2 - x 0,2.

Fig. 5 — Moulage de l'empreinte de pied droit suivante - AD3 - x 0,2.

Cast of the following right footprint.

Fig. 6 — Moulage d'une empreinte de pied droit - type court - Banc 295 A - YD4 - x 0,3.

Cast of a right footprint - short pattern.

Fig. 7 — Moulage d'une empreinte de pied droit - type court - Banc 295 A - TD1 - x 0,2.

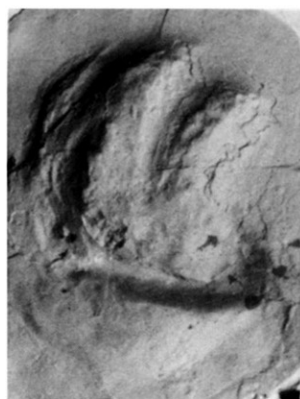
Cast of a right footprint - short pattern.

Fig. 8 — Surface du banc 285 montrant trois paires de pas d'un dinosaure sauteur se déplaçant du bas vers le haut de la photo.

Surface of bank 285 showing three pairs of footprints of a dinosaur jumping from bottom to top of the photograph.

Fig. 9 — Surface du banc 85 montrant quatre paires de pas de bas en haut puis deux paires d'un autre individu se déplaçant de droite à gauche (voir fig. 3).

Surface of bank 85 showing four pairs of footprints from bottom to top and two pairs of an other dinosaur jumping from right to left (see fig. 3).



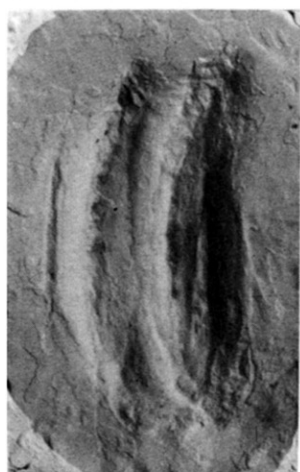
1 — 10 cm



2 — 10 cm



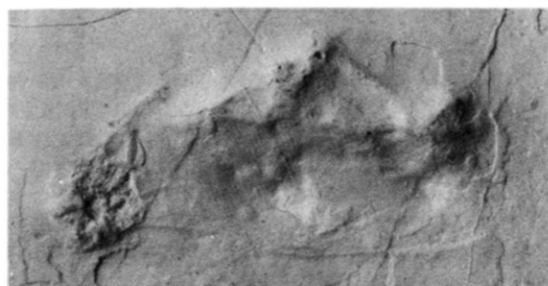
3 — 10 cm



4 — 10 cm



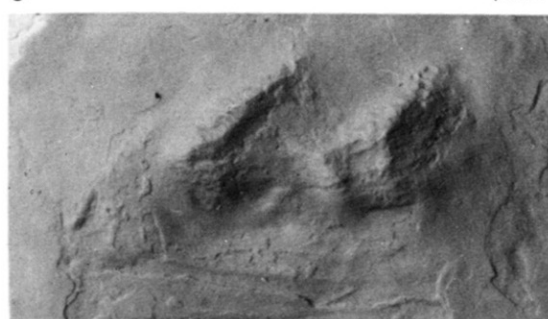
5 — 10 cm



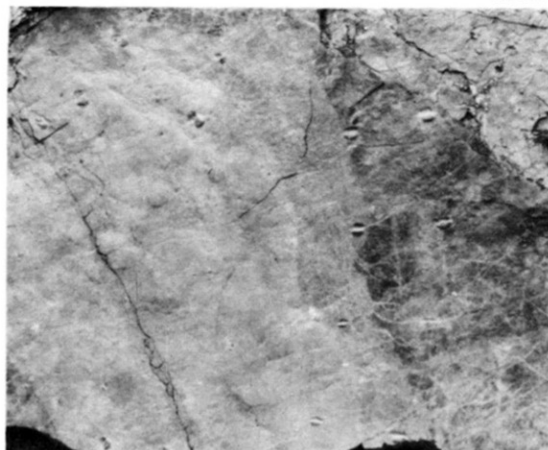
6 — 10 cm



8 — 100 cm



7 — 10 cm



9 — 100 cm